

M. Mer fait à la Société la communication suivante :

RECHERCHES SUR LES CAUSES DE LA STRUCTURE DES FEUILLES,
par **M. E. MER.**

La structure des feuilles varie non seulement pour une même espèce avec le milieu où elle se trouve, mais se modifie pour un même individu suivant la situation. Une même feuille présente des assises souvent bien distinctes les unes des autres.

Au point de vue de la structure, les feuilles des plantes terrestres peuvent se diviser en deux groupes se différenciant par les caractères suivants :

1^{er} groupe. — Les feuilles de ce groupe sont généralement sessiles ou faiblement pétiolées, phyllodiques, plus longues que larges. Elles ont une direction verticale, un parenchyme homogène ou symétrique. Leur épiderme est formé d'éléments semblables sur toute la périphérie, de cellules à contours rectilignes ou légèrement sinueux; les stomates sont également répartis.

2^e groupe. — Ce groupe est composé de feuilles généralement munies d'un pétiole et d'un limbe bien développés, ayant une direction horizontale et deux faces distinctes, avec un épiderme différent sur chacune d'elles, formé à la face inférieure de cellules en général plus petites, plus sinueuses, à parois moins épaisses, et renfermant moins de stomates qu'à la face supérieure. Le parenchyme de cette dernière est palissadique, tandis qu'il est composé de cellules allongées transversalement ou arrondies, à la face opposée.

De leur côté, les feuilles des plantes aquatiques se divisent en feuilles *submergées*, en général petites, minces, à structure homogène, à épiderme identique, et en feuilles *nageantes*, plus développées et offrant deux faces distinctes.

Entre ces types extrêmes, se placent de nombreux types intermédiaires aussi bien par leur situation relativement à l'horizon que par leur structure. Ce sont les causes de ces différences de structure que j'ai essayé d'établir, en m'appuyant sur les travaux de MM. Sorauer, Kraus, Stahl, Vesque, Ch. et Fr. Darwin, etc..., enfin sur mes recherches antérieures.

PREMIÈRE PARTIE

PLANTES TERRESTRES.

Il est nécessaire, dans cette étude, de bien fixer les phases du développement normal d'un limbe et l'ordre d'apparition des divers éléments qui le constituent. Je prendrai pour exemple une feuille du deuxième groupe, celle de Lilas Varin par exemple. Je distinguerai dans le développement de ce limbe cinq phases :

1° *Largeur du limbe* : 1 cent. — Il est encore en hyponastie. L'épiderme des deux pages est formé de petites cellules polyédriques. On ne distingue pas encore de stomates, mais de nombreux poils capités, principalement le long des nervures. Les cellules du parenchyme sont petites, constituant un tissu serré et sans lacunes, et ont toutes une disposition en palissade. Cependant celles qui avoisinent l'épiderme, et principalement de la face qui sera plus tard supérieure, sont un peu plus allongées.

2° *Longueur du limbe* : 3 cent. — Le limbe est étalé en épinaastie. Les cellules épidermiques de la page inférieure ont un peu grandi, mais sont toujours polyédriques. On y distingue déjà d'assez nombreux stomates, plus volumineux que les cellules voisines. D'autres, en voie de formation, sont reconnaissables à une légère fente, souvent à peine perceptible. Ils sont très rares à la page supérieure. La tête des poils, dont le pédicule n'est déjà plus visible, se trouve enfoncée dans une dépression de l'épiderme. L'épaisseur du limbe a augmenté. Les cellules en palissade ont surtout grandi. Au-dessous d'elles se distingue un second rang de cellules semblables, mais plus petites. Celles qui forment l'hypoderme inférieur se sont arrondies, tandis que celles du parenchyme interne se sont allongées transversalement, tout en restant encore serrées les unes contre les autres.

3° *Longueur du limbe* : 4 cent. — Les cellules épidermiques de la page inférieure commencent à être sinueuses. Les stomates ont atteint leur nombre définitif, mais ils n'ont pas tous acquis leurs dimensions normales. On n'aperçoit plus que le sommet de la tête des poils enfoncée dans une dépression de l'épiderme. Sur plusieurs points même, cette tête est flétrie. Les cellules palissadiques du premier rang ont encore grandi. Le second rang s'est aussi un peu développé. Le reste du parenchyme ne s'est guère modifié.

4° *Longueur du limbe* : 5 cent. — Le limbe n'a pas augmenté sensiblement en épaisseur, mais en largeur. Les cellules épidermiques de la face inférieure sont plus grandes et plus sinueuses. Celles de la face supérieure sont relevées en bosse et munies d'une cuticule épaisse, striée et garnie de petits prolongements. Les poils ont complètement disparu, sauf sur quelques points où l'on en voit encore des vestiges. Les stomates n'ont pas tous atteint leurs dimensions définitives ; ceux qui les ont atteintes sont plus grands que les cellules épidermiques. Les cellules palissadiques ne sont guère plus hautes que dans la phase précédente, mais plus larges. Les cellules de l'hypoderme inférieur commencent à s'allonger transversalement, mais ne présentent pas de lacunes, tandis que celles qui sont situées plus intérieurement sont allongées dans le même sens : on y aperçoit déjà des lacunes.

5° *Longueur du limbe* : 7 cent. — Le limbe a augmenté en largeur et en épaisseur. Tous les éléments ont atteint leurs dimensions normales. Les cellules épidermiques de la page inférieure ont grandi et en même temps sont devenues plus sinueuses. Leurs parois sont plus épaisses. Les stomates, qui précédemment étaient plus grands que les cellules épidermiques, sont maintenant plus petits. Les cellules palissadiques du second rang sont plus larges et plus hautes. Les cellules du troisième rang présentent même sur quelques points une disposition semblable. Ces trois rangées constituent les deux tiers de l'épaisseur du limbe. Les éléments de l'hypoderme inférieur sont séparés par de faibles lacunes, lesquelles sont au contraire plus considérables dans les régions internes : dans ces dernières, les cellules sont assez sinueuses.

Cette étude préliminaire terminée, je me propose de rechercher les points suivants :

I. Quelle est la cause de l'apparition des cellules palissadiques, d'une part ; des cellules allongées transversalement et des lacunes, d'autre part ?

II. Pourquoi les cellules épidermiques sont-elles généralement plus sinueuses et plus petites à la face inférieure, plus allongées le long des nervures ?

III. A quelle cause la formation des poils doit-elle être attribuée ? Pourquoi se développent-ils davantage à la surface des nervures ?

IV. Pourquoi les stomates sont-ils cantonnés à la page inférieure, ou s'y trouvent-ils du moins en plus grande abondance ?

I. Il ressort de recherches récentes que le développement des cellules palissadiques est favorisé par l'action de la lumière sur les cellules de la face supérieure, car à l'obscurité il ne s'opère pas ou s'opère incomplètement (1). Leur présence, quoique à l'état rudimentaire dans une feuille étiolée ou en hyponastie, ne peut être attribuée qu'à un effet héréditaire. L'épinastie doit être considérée comme le résultat du plus grand accroissement des cellules palissadiques sous l'influence de la lumière (2). Ce phénomène se manifestant dans un air humide et même sous l'eau, on doit en conclure qu'il peut se produire en l'absence de transpiration, et que, par conséquent, la lumière n'agit pas sur le développement des cellules palissadiques en favorisant cet acte. Mais si la transpiration n'est pas indispensable à sa manifestation, elle contribue du moins à son développement ; car l'expérience montre que ces éléments n'acquièrent leurs dimensions normales que dans un air suffisamment sec. D'autre part, l'assimilation contribue aussi à leur croissance, car celle-ci est entravée dans un air dépouillé d'acide carbonique. C'est, en somme, à l'activité de la nutrition résultant de l'action lumineuse dans un air sec qu'est dû le grand développement des cellules palissadiques. L'examen du tissu de certaines feuilles persistantes montre que ces éléments sont susceptibles de s'accroître pendant longtemps. La première année, ils n'atteignent généralement pas leur hauteur définitive ; celle-ci augmente dans le cours de l'année suivante. Et il ne semble pas que même alors elle ait atteint ses limites ; car lorsque des feuilles de Lierre détachées du rameau et immergées par le bas du pétiole, ou enracinées dans du terreau, sont ainsi mises à même d'accumuler dans leurs tissus tout l'amidon qu'elles forment, le limbe continue à croître en épaisseur pendant un et deux ans, et

(1) Voyez *Compt. rend. de l'Acad. des sc.* 11 décembre 1882.

(2) Si l'épinastie ne se produit pas dans les germinations étiolées de Haricot, cela tient peut-être à une insuffisance de nutrition. Ayant en effet placé à l'abri du jour certaines feuilles, encore en hyponastie, d'un *Robinia Pseudacacia*, je les vis néanmoins s'ouvrir, bien qu'assez longtemps après les autres. Cet épanouissement, tout tardif qu'il était, était-il dû à une influence inductive de la lumière produite pendant le court espace de temps compris entre la sortie du bourgeon et le début de l'expérience, ou bien à ce que la nutrition de feuilles même étiolées sur un arbre déjà assez âgé et vigoureux est plus active que dans des germinations ? C'est ce que des expériences ultérieures pourront établir.

c'est principalement sur les cellules en palissade que porte ce développement tardif. On voit alors non seulement les deux rangées de cellules palissadiques devenir plus hautes, mais encore les cellules de la rangée sous-jacente acquérir elles-mêmes cette forme.

Les dimensions de l'assise palissadique augmentant en tous sens, dans le cours du développement normal de la feuille, la surface du limbe s'étend à la partie supérieure ; mais la partie inférieure ne recevant pas un accroissement correspondant, il se produit bientôt une tension entre les deux régions. Il en résulte que les éléments situés sous les cellules palissadiques s'allongent d'abord transversalement ; puis, quand cette extension est devenue insuffisante, ils se séparent les uns des autres sur certains points. Telle est l'origine des lacunes qui distinguent ce tissu. Le parenchyme inférieur ne devient donc lacuneux que parce que le parenchyme supérieur se développe beaucoup sous l'influence de la lumière. L'un est la conséquence de l'autre, et ce qui le prouve, c'est que les lacunes sont nulles ou très faibles lorsque l'assise palissadiforme est entravée dans son développement, ainsi qu'il arrive quand on retourne une jeune feuille et qu'on l'oblige à se développer dans cette position. Le parenchyme inférieur se trouvant directement exposé à la lumière, les cellules qui le constituent deviennent palissadiques, tout en gardant d'assez petites dimensions. De leur côté, celles du parenchyme supérieur, étant moins éclairées, se développent moins, surtout en hauteur, de sorte que la superficie de la feuille est plus restreinte. Il en est de même de la tension entre les deux faces. Aussi ne se produit-il pas de lacunes, et ces faces se ressemblent assez. Cependant le tissu qui, dans les conditions normales, serait seul devenu palissadique, conserve ce caractère à un plus haut degré que ne l'acquiert l'autre : ce qui doit être attribué à l'hérédité.

Dans les sols arides, de même que dans les endroits trop ombragés, le limbe foliaire n'acquiert que des dimensions exigües. Dans ce cas, palissades et lacunes ne sont guère développées. On peut réaliser cette expérience à l'aide de germinations de Haricot dont on arrose les unes abondamment et fort peu les autres. Dans les premières, le limbe prend un grand développement en surface ; les cellules de l'assise palissadique ont la forme de cônes renversés, leur large base touchant l'épiderme ; aussi ne sont-elles écartées les unes des autres que dans leur partie profonde. Les grains chlorophylliens qu'elles renferment sont disséminés, ce qui donne au limbe une coloration vert pâle. La grande quantité d'eau qu'il renferme le rend en outre translucide, comme infiltré. Les cellules du parenchyme inférieur sont séparées par de grandes lacunes. Dans les germinations peu arrosées, les limbes n'acquièrent que des dimensions exigües en largeur ; leur épaisseur est au contraire un peu plus considé-

rable. Les palissades sont cylindriques, hautes et étroitement accolées. Les grains chlorophylliens sont d'un vert foncé et remplissent la cavité de ces éléments. Enfin les lacunes font presque défaut, et les cellules du tissu inférieur ont même un aspect quelque peu palissadique.

II. J'ai fait remarquer plus haut que les cellules de l'hypoderme inférieur sont allongées moins transversalement, et souvent même restent arrondies, que les lacunes y sont plus faibles ou même n'existent pas. Cela tient à plusieurs causes. D'abord les éléments, y étant plus éclairés par la lumière diffuse que ceux des régions plus profondément situées, se développent davantage; leur croissance est en outre favorisée par l'apogéotropisme, qui, entrant en antagonisme avec l'épinastie, s'exerce surtout à la face inférieure. Enfin les feuilles, même celles qui ont les tendances diahéliotropiques les plus accentuées, se plaçant parfois dans une direction oblique ou verticale, soit pour éviter l'ombrage des voisines, soit pour se préserver d'une lumière trop vive, il arrive que l'assise contiguë à l'épiderme inférieur reçoit alors un plus grand développement. On doit donc s'attendre à ce que, par hérédité, elle conserve cette tendance, même quand elle se trouve dans une position horizontale. Cette nutrition plus abondante dont ils sont l'objet permet aux éléments de l'épiderme et de l'hypoderme inférieurs de mieux se prêter au développement de l'assise palissadiforme, et par suite de ne pas se séparer. Ce sont donc les assises médianes qui supportent la plus grande tension.

En général, les cellules épidermiques sont plus grandes et à parois moins sinueuses à la page supérieure qu'à l'inférieure. Les observations suivantes vont en donner l'explication. Pour une même page, les dimensions de cellules épidermiques et la rectitude de leurs contours augmentent avec la quantité de lumière reçue. C'est ainsi que dans le *Syringa Varini* l'épiderme supérieur des feuilles bien exposées au jour est formé de grandes cellules polyédriques, à parois épaisses, tandis que ces cellules sont légèrement sinueuses, plus petites et à minces parois dans les feuilles ombragées. Dans les petites feuilles de cette plante, situées au bas des rameaux, de même que dans celles dont le développement a été arrêté, les cellules épidermiques ne sont pas sinueuses.

Dans les régions du limbe qui sont le siège de galles, dont les tissus, par suite d'un excès de nutrition, se sont hypertrophiés, les cellules épidermiques sont plus grandes, moins sinueuses et ont des parois plus épaisses que dans les régions voisines (Vigne, Saule, Hêtre). Une abondante nutrition a donc pour résultat de donner aux cellules de l'épiderme des contours rectilignes et en même temps d'augmenter leurs dimensions. On conçoit alors que l'épiderme supérieur d'un limbe étant mieux nourri par suite de son voisinage avec le parenchyme palissadiforme où l'assimi-

lation s'exerce avec activité, se développe plus que l'épiderme inférieur. Si ce dernier, pour les motifs énumérés précédemment, se trouve mieux nourri que les couches de parenchyme interne et peut mieux se plier à l'accroissement des assises palissadiques, il n'en demeure pas moins avec celles-ci dans une certaine tension, dont le résultat ne va pas jusqu'à séparer ses éléments, mais à leur donner des contours sinueux par suite d'un trouble apporté dans leur croissance. La nutrition n'y étant pas suffisante pour que toutes les parties de ces contours puissent s'accroître également, certaines d'entre elles se développent moins que d'autres. C'est parce qu'elles sont mieux nourries à la surface des nervures et qu'elles n'y sont d'ailleurs l'objet d'aucune tension, que les cellules épidermiques y acquièrent des contours rectilignes.

III. Les poils se développent pendant que la feuille est encore en préfoliation dans le bourgeon ; ils sont surtout larges et abondants à la surface des nervures. Il s'agit d'en rechercher le motif. A la suite de nombreuses expériences, j'ai été amené à ce résultat que l'apparition des poils radicaux et caulinaires est due à l'accumulation des matières nutritives, le plus souvent causée par un ralentissement dans la croissance (1). Sans revenir sur le détail de ces expériences, je me contenterai d'en rappeler brièvement les principaux résultats :

Poils radicaux. — L'air humide est un milieu favorable au développement de ces poils, parce que la croissance des racines y est peu active. Si l'on fait développer dans de l'air humide des germinations de Lentilles reposant sur du terreau tassé et peu arrosé, on voit, au bout de quelque temps, apparaître des radicules dont la partie en voie de croissance tantôt rampe à la surface du sol, tantôt se recourbe de manière à ne toucher ce dernier que par la pointe. Ces changements de situation sont dus à la cause suivante : Pendant que la portion jeune de la radicule est en contact avec le terreau par une assez grande étendue, elle absorbe suffisamment d'eau pour que sa croissance devienne assez active. Le géotropisme acquérant alors plus d'énergie, la face supérieure de l'organe s'accroît davantage : de là une courbure vers le bas. Mais la portion considérée se trouvant alors éloignée du sol, avec lequel elle n'est plus en contact que par l'extrémité, il en résulte que l'absorption d'eau est moins considérable. La croissance diminue alors, et le géotropisme perdant de son énergie, la pointe radiculaire, qui n'est d'ailleurs fixée dans sa position par aucun point d'appui (condition très défavorable, ainsi qu'on le sait, à sa pénétration dans le sol), est incapable de s'y enfoncer. Bientôt même le géotropisme diminuant de plus en plus, elle ne peut conserver cette position ; elle s'affaisse alors sur le sol, à la surface duquel elle se remet à ramper jusqu'à ce que, ayant absorbé plus d'eau, son accroissement devienne de nouveau un peu plus considérable. On la voit alors se redresser en se recourbant et entraînant des particules de terreau restées adhérentes à sa face inférieure. Les mouvements qui accompagnent ces changements fréquents de situation ont pour résultat de déplacer parfois la germination

(1) Voyez *Compt. rend. Acad. des sc.* 24 mars 1879 ; *Associat. franç. pour l'avancement des sc.* congrès de Reims, 1880.

au point que la radicule ayant la pointe dirigée vers le haut, on est obligé de la remettre dans sa position normale. Cette radicule pendant ce temps se couvre de poils longs et abondants. Mais bientôt on voit apparaître des radicelles en divers points de sa surface. Celles qui naissent sur les côtés et à la face inférieure, s'allongent dans leur direction initiale, verticalement ou obliquement. Celles au contraire qui sont insérées sur la face supérieure, bien que peu sensibles, comme toutes les radicelles, au géotropisme, y obéissent cependant à leur sortie du corps de la radicule, parce que ce géotropisme s'exerce alors sur elles presque à angle droit. Au lieu de se diriger vers le haut, elles se recourbent alors vers le bas; mais dans le cours de ce mouvement le géotropisme, s'exerçant sous un angle de plus en plus aigu, agit de moins en moins efficacement. Aussi continuent-elles à croître dans la direction oblique faisant suite à leur courbure initiale. Elles finissent bientôt par rencontrer le sol, dans lequel elles ne tardent pas à pénétrer. A partir de ce moment, la végétation du système radical devient plus active par suite de l'eau qu'absorbent les radicelles. La radicule, dont la position se trouve maintenant fixée par ces dernières, se développe plus rapidement et finit elle-même par s'enfoncer en terre (1). Au début de leur croissance, les radicelles se couvrent abondamment de poils comme la radicule. Mais dès que les premières d'entre elles, parvenues au contact du sol, absorbent de l'eau, la croissance de celles qui sont moins avancées s'en ressent et devient plus rapide. En même temps que dans ces nouvelles portions, le diamètre est moins considérable que dans les plus anciennes, les poils y sont plus courts et moins nombreux.

Quand une radicelle, dans sa marche descendante, arrive à toucher la terre, sa croissance subit un ralentissement plus ou moins long par suite de la pression exercée contre cet obstacle. En même temps on voit augmenter le diamètre de la partie située immédiatement au-dessus du sol et une couronne de poils y apparaît. Il y a donc relation évidente entre le développement pileux de l'organe et l'état de sa croissance.

L'expérience montre que si les poils radicaux se développent surtout dans l'air humide et peu dans l'eau, c'est parce que l'allongement de la radicule est bien plus lent dans le premier de ces milieux que dans le second. Quand on trouve en effet le moyen d'activer cet allongement dans l'air et de le ralentir sous l'eau, le développement des poils est interverti. On obtient ce résultat de la manière suivante.

On place pendant quelques jours un gros bulbe d'*Allium Cepa* sur le goulot d'un flacon profond rempli d'eau, de manière qu'il en absorbe une certaine quantité par le plateau; puis on vide en grande partie le flacon, et l'on replace le bulbe. On voit bientôt apparaître de vigoureuses radicelles qui s'étendent dans l'air humide du flacon sans se couvrir de poils. Mais, au bout de quelques jours, l'allongement de ces radicelles se ralentit, parce que la provision d'eau renfermée dans le bulbe commence à s'épuiser. Quand ce ralentissement a atteint une certaine limite, l'extrémité des radicelles se garnit de poils, puis l'eau faisant de plus en plus défaut, leur croissance s'arrête presque entièrement. La formation des poils se trouve aussi suspendue. Si l'on ajoute alors une certaine quantité d'eau dans le flacon, de manière que l'extrémité des radicelles se trouve

(1) Des faits précédents découle cette conclusion assez curieuse, que c'est par suite de son géotropisme assez prononcé que la radicule en se recourbant de temps à autre, se déplace et entrave ainsi sa pénétration dans le sol, laquelle est au contraire favorisée par les radicelles, malgré leur faible géotropisme.

immergée, elles recommencent à s'allonger, mais lentement d'abord. Assez souvent il se forme même un peu en arrière de la pointe un léger renflement couvert de poils. Ceux-ci apparaissent encore pendant quelque temps; puis, à la faveur de l'eau absorbée, l'allongement devenant plus prononcé, les poils disparaissent de nouveau. D'autre part, si l'on fait reposer sur le goulot d'un flacon rempli d'eau des bulbes de Jacinthe, Crocus, Narcisse, etc., épuisés par une végétation antérieure dans l'eau, on les voit développer lentement des radicules grêles, souvent munies de poils.

Lorsque dans un tamis renfermant de la mousse et placé dans un flacon à moitié rempli d'eau, on fait développer des germinations de Lentilles, les radicules, après s'être allongées d'abord dans l'air humide, finissent par rencontrer la surface de l'eau. Par suite du changement de milieu, leur croissance subit un certain arrêt; il se produit à la pointe un renflement plus ou moins prononcé, qui se couvre de poils radicaux et quelquefois même de radicules; puis, paraissant s'habituer à leur nouveau milieu, leur allongement devient un peu plus rapide, leur diamètre en même temps diminue. Elles se couvrent encore de poils même dans l'eau, mais ces poils deviennent plus clairsemés et plus petits à mesure que le diamètre des radicules diminue et que leur accroissement est plus prononcé. Ils finissent par disparaître quand cet allongement devient suffisamment rapide.

Si l'on fait développer sur une soucoupe renfermant une mince couche d'eau des germinations de Maïs, les radicules se contournent, en s'appliquant sur les parois de la soucoupe. Or c'est dans les courbures, c'est-à-dire aux endroits où la croissance est toujours un peu ralentie, que les poils radicaux sont le plus abondants. L'observation suivante est très instructive à cet égard. Une germination de Maïs ayant d'abord été plongée dans l'air humide fut disposée ensuite au-dessus d'un flacon rempli d'eau, de manière que la radicule, longue déjà de plusieurs centimètres, fut immergée. Cette radicule s'était couverte de poils, mais à son extrémité ceux qui venaient seulement d'apparaître n'avaient pas encore atteint leurs dimensions. Dès qu'ils se trouvèrent dans l'eau, leur croissance s'arrêta complètement. Mais sur la partie de la radicule qui s'accrut dans ce milieu assez lentement d'abord, de nouveaux poils prirent naissance et devinrent aussi grands que ceux qui s'étaient développés entièrement à l'air; puis l'accroissement de l'organe devenant plus considérable, les poils devinrent plus petits et plus rares. L'allongement de la radicule s'étant, par suite d'une cause restée inconnue, ralenti de nouveau, le géotropisme fut annulé: l'organe se contourna d'abord vers le haut, puis vers le bas, et il se forma ainsi une boucle, laquelle se garnit de poils plus longs que ceux qui s'étaient formés auparavant. Les causes de ce ralentissement de croissance ayant cessé d'agir, le géotropisme reprit le dessus, l'allongement devint plus considérable, la radicule s'amincit, et les poils disparurent peu à peu.

Dans le terreau très arrosé, les poils radicaux font presque entièrement défaut. Aussi les radicules agitées dans l'eau se dépouillent-elles facilement de toute la terre adhérente. Dans celui qui l'est peu, au contraire, les radicules ont une croissance ralentie et se couvrent de poils.

L'observation montre que l'apparition des poils caulinaires est liée aussi au ralentissement de la croissance des organes aériens. Voici quelques expériences qui le prouvent. La croissance des organes aériens étant activée par le séjour, soit à l'obscurité, soit dans un air humide ou dans un sol très arrosé, il y avait lieu de rechercher si dans ces trois milieux le développement des poils se trouve en même temps modifié.

A l'obscurité, l'expérience fut faite sur des germinations de Haricot et de Lentille. Les cellules épidermiques y devinrent plus allongées et moins larges qu'au jour, y acquirent des contours plus rectilignes, des formes plus régulières, plus semblables les unes aux autres, signes qui indiquent une croissance active et uniforme. En comparant cette végétation à celle des mêmes plantes à la lumière et en tenant compte des différences de dimensions des cellules épidermiques, on constate que les poils sont, sur les entrenœuds correspondants, moins abondants qu'à l'obscurité.

Dans un air très humide à la lumière, le résultat fut le même. Les entrenœuds s'allongèrent et leurs poils furent moins abondants.

Enfin, pour apprécier l'influence d'un sol très arrosé, on fit germer à l'air libre, et à l'exposition de l'est, des Haricots qui furent divisés en deux lots : l'un arrosé très abondamment, l'autre une fois seulement au début. Les plantes du premier acquirent des dimensions bien plus considérables que celles du second, tant pour les entrenœuds que pour les pétioles et les limbes. Dans ces derniers organes, les cellules épidermiques étaient très grandes ; mais en tenant compte de ces différences de dimensions, on remarquait que les poils étaient moins abondants et surtout moins volumineux. Les poils radicaux faisaient presque entièrement défaut. Ainsi la différence d'aspect des deux lots était frappante. Dans celui où la croissance avait été très lente, où les organes n'avaient atteint que des dimensions exigües, par privation d'eau, les poils étaient abondants et volumineux, aussi bien dans les parties aériennes que dans les parties souterraines. Bien que les cellules épidermiques fussent plus petites, les poils y étaient plus gros et plus longs.

Cette expérience est instructive aussi en ce qu'elle fait voir que si la transpiration favorise le développement des poils caulinaires, c'est en diminuant la quantité d'eau qui se trouve dans les éléments et en ralentissant par suite la croissance de ces derniers. Dans l'expérience précédente, la lumière étant de même intensité de part et d'autre, la transpiration du lot bien arrosé devait être plus forte ; mais comme celle-ci n'était pas excessive par suite de l'exposition à l'est, les tissus en renfermaient toujours suffisamment et leur développement n'était pas ralenti. L'observation montre, du reste, qu'il se forme plus de poils sur une plante quand elle est exposée dans l'air sec à l'obscurité que lorsqu'elle est placée dans l'air humide à la lumière.

Les poils se forment donc quand il y a ralentissement dans la végétation, parce qu'il s'accumule alors dans les tissus des matières nutritives dont bénéficient les cellules épidermiques. Aussi, dans toutes les circonstances où il y a hypertrophie de tissus par accumulation de nourriture, le développement des poils est-il exagéré. C'est ce qui arrive très souvent sur le limbe foliacé dans les régions où se remarquent des galles. Les poils s'y développent abondamment (feuilles de *Vitis vinifera*, *Ribes nigrum*, attaquées par les pucerons, etc.). Dans les jeunes feuilles de Charme dont il a été question plus haut, maintenues retournées à l'aide de ligatures pendant leur développement, de manière à entraver celui-ci, la nervure médiane se garnissait de poils plus longs et plus nombreux que dans l'état normal.

Les faits précédents vont servir à expliquer pourquoi les poils apparaissent sur les jeunes feuilles dès le début de leur développement, quand elles sont encore en préfoliation, pourquoi aussi ils sont plus abondants ; le long des nervures. Le tissu de ces organes est en effet gorgé de matières nutritives qui, ne trouvant pas d'emploi puisque les tissus enfermés dans le bourgeon ne peuvent se développer, se portent sur les cellules épidermiques, où elles donnent naissance à des poils. Ces substances nutritives étant surtout accumulées aux environs des nervures, on conçoit que les poils apparaissent principalement sur ces dernières dont la croissance devance d'ailleurs celle des tissus environnants. On sait en effet que dans le bourgeon les nervures sont bien plus développées relativement au parenchyme qu'elles ne le seront plus tard, probablement parce que les matières nutritives, étant peu utilisées par ce dernier, se sont amassées dans les nervures et ont provoqué de bonne heure leur croissance.

IV. Les stomates se forment à peu près dans les mêmes conditions que les poils et ont une origine analogue. Elles sont dues à une multiplication de cellules épidermiques sur divers points, indice d'une accumulation de matières nutritives. Les observations suivantes montrent en effet que comme les poils, les stomates apparaissent quand il y a ralentissement dans la croissance des tissus voisins ou hypertrophie due à un excès de nutrition.

Les feuilles filiformes de *Potamogeton natans* qui se développent les premières au printemps et restent entièrement sous l'eau, de même que les feuilles végétatives submergées de *Potamogeton rufescens*, ne portent pas de stomates. Mais si l'on détache de la première de ces plantes quelques jeunes rameaux, et que, pour éviter la dessiccation, on les fasse se développer sous cloche humide, les branches aériennes qui en naissent sont très grêles et ont une croissance ralentie, d'abord parce qu'elles proviennent de bourgeons séparés de la plante, et n'ayant par conséquent en provision qu'une nourriture restreinte, ensuite parce que leur végétation est peu active, comme celle de bien des organes aquatiques, quand ils se développent à l'air. Grâce à cette circonstance, il se forme des stomates sur toute la longueur des feuilles filiformes qui sont les premières à apparaître sur ces nouveaux rameaux. Dans les feuilles suivantes terminées par un rudiment de limbe, les stomates s'éloignent de plus en plus de la base du pétiole, et quand ce limbe finit par acquérir des dimensions suffisantes, les stomates s'y confinent. Les feuilles de *Potamogeton rufescens* développées dans les mêmes conditions sont toujours grêles, mais on y observe également la présence de stomates.

On serait tenté d'attribuer, dans cette expérience, l'apparition des stomates à la végétation aérienne ; mais si dans ces conditions de faible nutrition on fait développer pour les deux espèces de *Potamogeton* de jeunes feuilles sous l'eau, celles-ci, quoique moins grêles que les précédentes, le sont cependant bien plus que dans les conditions normales et portent également quelques stomates. On voit donc que si ces organes

sont dus à la végétation aérienne, c'est parce que l'accroissement est encore plus ralenti dans ce milieu.

Dans l'expérience précitée de la végétation de Haricots en terre très arrosée et peu arrosée, non seulement les poils étaient plus abondants dans cette dernière, mais encore les stomates, ce qui montre que la plus grande abondance de ces deux sortes d'organes est due à la même cause.

Les feuilles de *Syringa vulgaris* ont quelques stomates à la face supérieure, mais le nombre en est plus grand au soleil qu'à l'ombre. Celles de *Syringa Varini* en sont dépourvues à l'ombre sur cette même face, tandis qu'on en trouve quelques-uns au soleil. Dans les deux cas, la différence doit être attribuée à ce que le parenchyme de la face supérieure étant mieux nourri au soleil, l'épiderme qui en est voisin l'est également. Les feuilles de *V. vinifera* n'ont pas de stomates à la face supérieure; on en rencontre cependant quelques-uns sur cette face dans les régions envahies par les galles. Le pétiole de la feuille de *Populus italica* est normalement dépourvu de stomates. Il en existe cependant de volumineux, visibles à l'œil nu, sous forme de points blancs sur les galles qui envahissent cet organe. Si, dans certains cas, une nutrition active favorise le développement des stomates, un excès de nutrition peut amener le résultat contraire. C'est ainsi que dans la galle de *P. italica*, les stomates sont plus abondants, quand cette galle n'est pas très développée. Un effet semblable se remarque à la face inférieure des feuilles du *Ribes nigrum*, dans les régions envahies par les pucerons, ainsi que dans les galles en forme d'amande, si communes sur le limbe des feuilles de certains *Salix*. Au sommet de ces galles, l'épiderme, formé de cellules volumineuses, est dépourvu de stomates, tandis qu'à la base les cellules épidermiques sont plus petites, plus irrégulières, plus riches en stomates que le tissu normal. Sur un lambeau d'épiderme intéressant le haut et le bas de la galle, ainsi que le tissu sain, on peut voir les trois structures. Ces différences peuvent s'expliquer ainsi: Au sommet de la galle, là où l'appel de matières nutritives a été le plus considérable et l'hypertrophie la plus prononcée, les cellules ont acquis un développement énorme et ont utilisé les matières nutritives qui leur parvenaient. Sur les bords, au contraire, le tissu de la galle, entravé dans sa croissance par le tissu normal voisin, n'a pu se développer autant: de là un excès de nourriture et l'apparition de stomates. A la base de la galle des *Salix*, comme du reste dans celle de *P. italica*, les cellules épidermiques renferment de nombreux granules amylicés et azotés, principalement au voisinage des stomates. Ceux-ci en contiennent encore davantage. Dans les galles précitées, on trouve, outre les stomates bien conformés, d'autres stomates arrêtés dans leur développement à diverses périodes. Dans les uns, l'ouverture est réduite à une simple fente; dans d'autres, cette fente se dessine à peine; dans d'autres

enfin, elle fait même défaut. On ne sait alors si l'on est en présence de stomates ou de poils rudimentaires : ce qui montre bien la similitude d'origine des deux sortes d'organes. Autour de ces stomates des galles, les cellules annexes, plus petites que les cellules épidermiques, sont généralement très nombreuses, indice d'une multiplication active.

La relation entre l'apparition des stomates et la nutrition des tissus est encore confirmée par l'observation suivante : Dans les feuilles où les stomates sont rares, ces organes se localisent assez souvent aux environs de la nervure médiane. C'est ce qu'on remarque sur les feuilles florales submergées de *P. rufescens*, ainsi que sur celles de *Robinia pseudo-Acacia* (face supérieure).

D'après ce qui précède, il est possible de comprendre pourquoi les stomates se trouvent répartis plus abondamment à la face inférieure de feuilles aériennes qu'à la face supérieure. Je rappelle que ces organes font généralement leur apparition quand la feuille commence à entrer en épinastie. Les cellules épidermiques de la face inférieure ne sont pas encore devenues sinueuses, les lacunes n'ont pas encore pris naissance ; les cellules palissadiques commencent au contraire à se développer en hauteur, mais pas encore en largeur. A ce moment, la face inférieure n'est pas encore entrée en tension avec la face supérieure ; elle renferme des matières nutritives en excès, qui, s'accumulant sur divers points, y provoquent la multiplication des cellules : de là des stomates. Si ces organes font défaut sur l'épiderme des nervures, c'est parce que la croissance de cet épiderme s'y opère avec régularité et activité. Malgré l'abondance des matières nutritives qui y circulent, ces matières ne restent pas sans emploi.

Si l'on cherche maintenant à résumer les causes de la structure d'une feuille munie d'un limbe bien développé et dont la position horizontale est habituelle, on voit que cette structure est la conséquence de la situation elle-même. C'est parce que la face supérieure est éclairée normalement et par suite bien nourrie, que les cellules du parenchyme supérieur, acquérant un grand accroissement en largeur et surtout en hauteur, deviennent palissadiques. Ce sont en effet ces éléments qui se développent le plus quand, indépendamment même de l'action lumineuse, une feuille est l'objet d'une nutrition abondante, telle que l'accumulation dans ses tissus de l'amidon formé par elle, ou l'appel anormal de matières nutritives provoqué par les piqûres d'insectes. Les cellules épidermiques de la face supérieure, se trouvant bien nourries à cause de leur voisinage avec le parenchyme assimilateur, s'accroissent activement et régulièrement. Elles acquièrent des formes polyédriques, des parois et une cuticule épaisses. Par suite du développement dont elles sont le siège dès le dé-

but, les matières nutritives qui leur arrivent sont toutes employées ; aussi n'en reste-t-il point à l'état de dépôt et ne se forme-t-il pas de stomates. La structure de l'épiderme et du parenchyme inférieur de la feuille est la conséquence de celle de l'épiderme et du parenchyme supérieur. Le parenchyme inférieur, étant moins éclairé et par suite moins nourri, ne peut suivre le premier dans son développement. Aussi se produit-il bientôt une tension entre les deux faces. Les cellules de la face inférieure s'étendent transversalement, puis finissent par se séparer, laissant entre elles des lacunes plus ou moins considérables. Leurs parois deviennent quelquefois légèrement sinueuses.

L'assise hypodermique inférieure, étant plus éclairée et mieux nourrie que les assises internes, parce qu'elle reçoit plus directement la lumière diffuse, a aussi des caractères qui participent un peu de ceux de la face supérieure : ses éléments sont moins allongés dans le sens transversal, souvent même ils sont arrondis. Les lacunes y sont faibles ou font défaut. Par suite de ce voisinage, l'épiderme inférieur peut mieux se prêter à l'agrandissement du parenchyme supérieur. Aussi les cellules dont il est formé ne se séparent pas, mais elles restent néanmoins plus petites que celles de la page supérieure, et leurs parois deviennent sinueuses, ainsi que cela arrive généralement dans le cas d'une nutrition insuffisante.

Les poils doivent leur naissance à ce que, dans le bourgeon, le limbe, n'ayant qu'un développement très limité, est le siège d'un excès de nourriture, principalement autour des nervures. Quant aux stomates, ils apparaissent surtout à la fin de la période de l'hyponastie ou au début de celle de l'épinastie, dans cette phase du développement comprise entre le commencement de l'extension des cellules palissadiques en hauteur et l'apparition des contours sinueux des cellules épidermiques de la page inférieure. C'est le moment où les cellules du parenchyme inférieur commencent à s'étendre transversalement. L'assise hypodermique inférieure, étant contiguë à ce parenchyme, se trouve avec lui en tension plus considérable que ne l'est l'assise palissadique supérieure, qui en est séparée par deux ou trois rangs de cellules. Aussi ne peut-elle s'étendre suffisamment ; il subsiste alors dans l'épiderme des matières nutritives qui n'étant pas employées, comme elles le sont dans l'épiderme supérieur, au développement des éléments, se localisent en divers points, sur lesquels elles provoquent des multiplications cellulaires qui donnent naissance aux stomates.

L'épiderme qui recouvre les nervures étant l'objet d'une croissance rapide et aucune tension ne s'y manifestant, les substances nutritives sont employées à mesure qu'elles arrivent ; il ne s'y forme pas de stomates. Les cellules s'y accroissent régulièrement et ont des parois rectilignes. La vitalité des poils qui garnissent ces nervures est entretenue par cette

abondante nutrition ; aussi y persistent-ils plus longtemps qu'à la surface du parenchyme moins bien nourri.

Puisque la structure du limbe est une conséquence du milieu où il se trouve, on doit s'attendre à le voir varier suivant les conditions de ce milieu. C'est en effet ce que montre l'observation. Les feuilles qui se maintiennent verticales ou en *parhéliotropisme* ont une structure homogène ou du moins symétrique, intermédiaire entre celles des deux faces d'une feuille horizontale ou *diahéliotropique* (Oignon, Iris, Genêt, etc.). Ainsi les cellules chlorophylliennes de l'hypoderme sont palissadiques, tout en l'étant à un moindre degré que ne le sont dans les feuilles horizontales les cellules du parenchyme de la face supérieure. Les cellules épidermiques sur toute la surface de l'organe ont les mêmes formes et les mêmes dimensions. Leurs contours sont légèrement sinueux, moins qu'à la face inférieure, plus qu'à la face supérieure d'une feuille horizontale. Les stomates sont également distribués sur toutes les parties de l'épiderme.

Mais le nombre de plantes à feuilles verticales, à structure parfaitement homogène ou symétrique, est assez restreint. Il en est un plus grand nombre dont la position est plus ou moins oblique à l'horizon et dont la structure pour ce motif est légèrement hétérogène. Les cellules du parenchyme sont palissadiques aux deux faces, mais elles le sont un peu plus sur celle qui est le plus exposée à la lumière ; les cellules épidermiques sont sinueuses et portent des stomates sur les deux côtés, mais elles sont un peu plus sinueuses, plus petites et portent plus de stomates sur celui qui est le moins éclairé. Il y a donc déjà là un commencement d'hétérogénéité. Cette dissemblance augmente en même temps que l'obliquité avec la verticale, et cela non seulement dans des plantes différentes, mais dans les individus d'une même espèce. Ainsi la structure de l'épiderme est plus homogène dans *Plantago lanceolata* que dans *Plantago major*, et pour cette dernière espèce elle l'est d'autant plus que les feuilles s'éloignent davantage de l'horizon, ainsi qu'on peut en juger par l'exemple suivant :

A. *Plantago major* à feuilles assez longuement pétiolées, couchées sur le sol.

Face supérieure : Cellules légèrement polyédriques, parfois à contours légèrement arrondis et irréguliers. — Stomates clairsemés.

Face inférieure : Cellules sinueuses. — Stomates plus nombreux.

B. *Plantago major* à feuilles moins longuement pétiolées, obliques à l'horizon.

Face supérieure : Cellules légèrement sinueuses. — Stomates plus nombreux qu'à la face correspondante des feuilles de l'individu précédent.

Face inférieure : Cellules sinueuses, moins cependant qu'à la même face de A. — Stomates un peu plus nombreux qu'à la face supérieure, mais moins qu'à la face correspondante de A. En somme, moins de différence entre les deux faces de B qu'entre celles de A.

On a dit que les feuilles des plantes ligneuses ne possèdent de stomates qu'à la face inférieure, tandis que celles des plantes herbacées en portent sur les deux faces. Cela tient à ce que les premières, par suite de leur insertion sur des rameaux horizontaux, possèdent généralement un limbe bien développé, ont une direction horizontale, et par suite deux faces inégalement éclairées, tandis que les feuilles de beaucoup de plantes herbacées, naissant directement au niveau du sol et n'ayant pas de limbe, se dressent verticalement. Cette distinction, du reste, n'est pas absolue, car il y a des arbres dont les feuilles ont une structure sensiblement homogène (*Abies excelsa*) et qui portent des stomates aux deux faces, de même qu'on rencontre fréquemment des plantes herbacées dont les feuilles sont munies de limbes horizontaux n'ayant de stomates qu'à la face inférieure (Fraisier). La situation par rapport à la lumière est donc seule importante.

Si l'on compare les cellules épidermiques de deux feuilles de mêmes dimensions situées sur une même plante : l'une ombragée, l'autre éclairée, on constate que dans cette dernière elles sont non seulement moins sinueuses, mais plus grandes, tandis que la différence est bien moindre entre deux feuilles également éclairées, mais de dimensions très différentes. Ainsi, entre deux feuilles de Lilas Varin dont l'une était dix fois plus petite que l'autre, la différence de dimensions des cellules épidermiques a été trouvée à peu près de moitié. L'intensité de l'éclairage a donc bien plus d'influence que les dimensions des feuilles sur les dimensions des cellules épidermiques. Assez souvent les feuilles munies de limbe sont plus petites à l'ombre qu'au soleil ; les éléments y sont plus exigus. On a vu précédemment que les cellules de l'épiderme y sont plus sinueuses et plus petites. Il en est de même de celles de l'épiderme inférieur, mais c'est principalement sur les dimensions des cellules palissadiques que porte la différence. Elles y sont bien moins hautes et moins larges. D'après cela, on serait conduit à penser que, le parenchyme supérieur s'étant moins développé, les cellules du parenchyme inférieur ont dû subir une tension moindre et s'étendre moins transversalement. Or elles sont au contraire très allongées dans ce sens et séparées par d'assez grandes lacunes, tandis qu'au soleil elles sont presque verticales ou du moins arrondies et les lacunes y sont faibles. Cela tient à ce que au soleil les cellules même des régions les plus internes reçoivent assez de lumière pour se développer. Malgré l'accroissement de parenchyme inférieur, la tension est alors faible ; aussi les lacunes font-elles défaut.

Des recherches récentes ont montré que dans beaucoup de plantes les feuilles se placent horizontalement ou en diahéliotropisme, quand la lumière est faible, de manière à la recevoir sous l'incidence la plus normale ; tandis que lorsqu'elle est trop intense, ces mêmes feuilles se disposent verticalement ou en parhéliotropisme. On a vu, d'autre part, que la

situation horizontale favorise beaucoup le développement des cellules palissadiques. Or une feuille placée verticalement au soleil développe plus ses cellules palissadiques qu'une feuille semblable située horizontalement à l'ombre, parce que dans le premier cas elle est encore plus éclairée que dans le second. La sinuosité des contours des cellules épidermiques, la minceur des parois, l'allongement transversal des cellules du parenchyme et l'existence des lacunes sont donc des caractères propres aux stations ombragées, de même que la rectitude des contours, l'épaisseur des parois, le développement de la structure palissadique et la texture serrée des éléments sont des caractères particuliers aux feuilles exposées au soleil, parce que la nutrition est alors abondante. Quand une feuille trouve à sa disposition une quantité d'eau excessive, ses éléments se développent outre mesure, trop rapidement et souvent avec irrégularité. De là des sinuosités dans les contours et des lacunes. Les cellules palissadiques sont très larges et moins hautes et sont souvent coniques, au lieu d'être cylindriques. C'est ce qui arrive aux feuilles des végétaux qui poussent rapidement, surtout par la culture, tels que les Laitues.

En général, les différences de structure des épidermes des deux pages correspondent à des différences de structure du parenchyme qui les avoisine. Quand ces épidermes sont très différents, il en est de même du parenchyme, et réciproquement. Il suffit, pour s'en convaincre, d'examiner un certain nombre de feuilles ayant, par rapport à l'horizon, des positions variables. On rencontre cependant quelques exceptions à cette règle. C'est ainsi que dans *Lilium Martagon* le parenchyme hypodermique est le même sur les deux faces : formé de deux ou trois rangs de cellules arrondies, sans lacunes, tandis que les épidermes sont différents ; dans l'un, les cellules sont régulièrement allongées, alignées, sans stomates. Dans l'autre, elles sont plus courtes, plus étroites, et les stomates y sont nombreux. Réciproquement, dans *Alisma Plantago*, les épidermes des deux faces se ressemblent, tandis que le parenchyme avoisinant est différent : les cellules sont palissadiques d'un côté, et de l'autre polyédriques ou arrondies.

J'ai dit plus haut que l'inégalité de répartition des stomates dans les feuilles horizontales est la conséquence de l'inégalité de développement de leurs faces. Cette inégalité de développement n'existant pas dans les feuilles verticales, on conçoit que les stomates y soient répartis également, mais reste à expliquer leur présence elle-même. Le tissu interposé aux faces, qui, dans ces feuilles, pourrait être appelé *mésophylle*, a une structure différente de celle des faces ; comme par sa situation interne il reçoit une lumière plus faible, il se développe moins que ces dernières et exerce sur elles une certaine tension. Il en résulte que celles-ci ne pouvant s'accroître autant qu'elles le feraient si elles étaient libres, il subsiste dans

leurs tissus un excès de nourriture : conditions favorables, comme on sait, à la formation des stomates.

Puisque la situation d'une feuille par rapport à la lumière, et par suite le degré d'éclairage qu'elle reçoit, exercent une influence prépondérante sur sa structure, il y avait lieu de rechercher quelles transformations subit la structure d'une feuille habituellement horizontale, quand on l'oblige à se développer soit retournée, c'est-à-dire la face inférieure exposée à la lumière, soit dans une position de profil. L'expérience fut faite sur de jeunes feuilles de *Charme*. J'ai déjà eu l'occasion de la mentionner au commencement de cette étude. Le limbe était maintenu à l'aide de liens destinés à le fixer dans sa nouvelle position contre un support, pour combattre la tendance qu'il éprouvait à reprendre la situation normale. Malgré ces précautions, il se recourba, en vertu de l'épinastie et de l'apogéotropisme, dans les endroits où les liens étaient trop espacés. Il en résulta des plissements et une entrave plus ou moins grande apportée à la croissance, entrave dont il faut tenir compte dans l'interprétation des résultats obtenus. L'épaisseur du limbe augmenta, le parenchyme inférieur devint moins lacuneux. Les cellules y acquièrent une direction perpendiculaire aux faces; celles de l'épiderme inférieur furent moins sinueuses. Le nombre des stomates ne varia pas. A la face supérieure, les cellules en palissade devinrent moins hautes et l'épiderme ne se garnit pas de stomates. L'influence du changement de situation est donc manifeste. La structure des deux faces tend à se rapprocher; mais si une partie des différences normales subsiste encore, cela tient à l'hérédité qui combat l'influence du milieu. En outre, la croissance du limbe étant ralentie pour les motifs énumérés précédemment, il faut attribuer à cette cause l'absence de lacunes et d'extension transversale des éléments du parenchyme inférieur.

DEUXIÈME PARTIE

PLANTES AQUATIQUES.

Je rappelle que les principaux caractères qui distinguent la structure des organes végétatifs des plantes aquatiques, suivant qu'ils se développent sous l'eau ou à l'air, sont les suivants :

Sous l'eau, les dimensions en longueur des entrenœuds et des feuilles s'exagèrent au détriment des autres dimensions. Il en est de même de tous les éléments qui les constituent. Les cellules épidermiques sont allongées, régulières et régulièrement alignées, leurs parois sont rectilignes et minces; la cuticule est peu épaisse; les stomates et les poils sont rares. Les cellules chlorophylliennes sont allongées dans le sens de l'axe de l'organe, leurs rangées sous-épidermiques sont peu nombreuses, les faisceaux faiblement développés; les vaisseaux, moins nombreux, ont un calibre assez étroit; les fibres libé-

riennes sont en petit nombre. Tous ces caractères indiquent une croissance active. — Dans les formes terrestres de ces mêmes plantes, les dimensions en longueur s'atténuent, tandis que les autres sont au contraire plus considérables. Les cellules épidermiques deviennent sinueuses, irrégulières; elles ne sont plus alignées. Enfin les stomates et les poils augmentent en nombre. Sous l'épiderme, on distingue souvent un plus grand nombre de rangées de cellules chlorophylliennes. Les lacunes sont en général plus grandes; dans quelques cas cependant elles sont plus petites.

Les formes aquatiques qui viennent d'être décrites se rapprochent beaucoup des formes étiolées. Elles apparaissent encore, quoique à un moindre degré, dans l'air humide, même à la lumière, ce qui prouve que leur existence doit être attribuée en partie à l'absence de transpiration. Cette fonction a pour résultat de développer considérablement les cellules chlorophylliennes, en y provoquant probablement un énergique appel des matières nutritives, et d'appauvrir en eau les cellules épidermiques. Il en résulte que ces cellules, dont la croissance est déjà ralentie pour ce motif, sont encore obligées de se distendre pour se prêter au développement des couches assimilatrices. Or on a vu plus haut que l'insuffisance de nutrition et la tension exercée par les autres assises de la feuille sont des causes qui favorisent l'état de sinuosité des cellules épidermiques. D'autre part, l'observation montre que la croissance de ces plantes est bien moins active à l'air qu'elle ne l'est sous l'eau: ce que l'examen de leurs éléments permettait d'ailleurs de préjuger. Or on a vu que l'apparition des stomates est généralement la conséquence d'une croissance plus active.

De l'examen comparatif du développement à l'air sec, d'une part, à l'obscurité ainsi qu'à l'air humide, d'autre part, ressort ce résultat général que, lorsque la transpiration est faible, les cellules s'accroissent d'une manière exagérée dans le sens de la longueur de l'organe au détriment des autres dimensions. Au contraire, lorsque la transpiration est plus active, l'accroissement en longueur se ralentit, tandis que celui en largeur et en épaisseur augmente. L'influence du ralentissement de la croissance sur l'apparition d'un certain nombre de caractères distinctifs du type aérien est telle, que dans certains cas ces caractères peuvent apparaître, même dans la végétation sous l'eau. J'en ai déjà cité plus haut des exemples tirés de la végétation sous cloche de rameaux détachés de *Potamogeton natans* et *rufescens*. C'est ce qu'on observe encore sur certaines plantes aquatiques, quand elles se trouvent dans des sols stériles. Il n'est pas rare alors de voir quelques stomates apparaître sur les feuilles, et les cellules épidermiques acquérir dans leurs contours un certain degré d'irrégularité (*Littorella lacustris*). Cela a lieu surtout lorsque les plantes végètent dans un endroit peu profond, parce que alors l'influence d'une lumière assez intense vient s'ajouter à celle du sol pour combattre celle de l'eau, en ralentissant la croissance. On remarque assez souvent que ces

caractères aériens, quand ils apparaissent sous l'eau, se rencontrent de préférence dans les feuilles situées au sommet des rameaux, et pour une même feuille, à l'extrémité plutôt qu'à la base (Callitriche). Ce résultat est dû à ce que la croissance dans les feuilles à développement basipète est plus lent au début, et par conséquent plus favorable à l'apparition des caractères aériens; ensuite à ce que l'extrémité de ces organes étant toujours plus rapprochée de la surface de l'eau que la base, se trouve par là même mieux éclairée. Enfin la persistance de ces caractères doit être attribuée à une influence héréditaire. Les feuilles supérieures étant, principalement à leur extrémité, plus souvent émergées que celles de la base des rameaux, les caractères aériens doivent y être plus fortement imprimés. Il en est surtout ainsi des stomates : l'observation montre qu'ils sont en général doués d'un remarquable pouvoir de résistance à l'influence du milieu.

Outre les feuilles submergées affectant un facies terrestre ou aquatique suivant le milieu où elles se développent, et auxquelles doit être réservé le nom de feuilles végétatives, un certain nombre de plantes aquatiques possèdent d'autres feuilles qui apparaissent au moment de la floraison, et qui pour cela doivent être appelées *feuilles florales*. Plus étendues en surface que les précédentes, elles apparaissent surtout dans la période de l'année où la végétation est la plus active, et principalement sur les individus qui, par suite de leur âge ou de leur situation dans un sol fertile, ont acquis une grande vigueur. Elles peuvent allonger assez leur pétiole pour que le limbe, même dans les stations profondes, s'étale à la surface de l'eau. En raison de cette situation, ce limbe possède une structure se rapprochant de celle des feuilles aériennes horizontales, c'est-à-dire que les faces sont dissemblables : la face supérieure reconnaissable à un épiderme plus ou moins sinueux, parsemé de stomates, l'inférieure pourvue d'un épiderme à cellules plus régulières, généralement sans stomates.

Les causes de ces différences proviennent des différences de stations. La sinuosité plus ou moins prononcée des cellules épidermiques de la face supérieure ainsi que la présence des stomates doivent être attribuées, comme pour les types aériens des feuilles aquatiques dont il a été précédemment question, à la transpiration dont la face supérieure de ces feuilles est le siège et au ralentissement de croissance qui en est la conséquence. Ces caractères acquis par les individus qui le plus communément se développent près de la surface se transmettent par hérédité à ceux qui plus rarement naissent au sein d'eaux profondes.

En résumé, on voit que la sinuosité des cellules épidermiques est due, soit à une insuffisance de nutrition, soit à une tension trop grande exercée par les assises voisines, soit aux deux causes réunies. Si l'ombre favorise l'apparition de ce caractère, c'est parce que la nutrition du paren-

chyme supérieur, et par suite celle des cellules épidermiques qui y confinent, s'opère mal dans ces conditions. Si au soleil les contours de ces dernières acquièrent plus de rectitude, c'est parce que la nutrition de la feuille s'effectue avec énergie. Il en est de même dans les régions qui sont le siège de galles. Si dans les feuilles aquatiques les cellules de la face exposée à l'air sont plus sinueuses, c'est parce que, en raison de la transpiration dont elles sont le siège, leur alimentation en eau est insuffisante. Il faut en effet tenir compte de ce que les feuilles aquatiques, même à la page supérieure, ont des parois bien moins épaisses que les feuilles aériennes et souffrent bien plus d'une transpiration active. Au contraire, dans les feuilles très alimentées en eau, comme celles de ces Haricots constamment arrosés dont il a été question plus haut, les cellules épidermiques sont très sinueuses, parce qu'elles ne peuvent se prêter au développement exagéré des autres éléments. De même les cellules épidermiques de la face inférieure des feuilles aériennes sont plus sinueuses que celles de l'autre face, parce qu'étant moins nourries que les assises supérieures, elles ne peuvent se prêter à leur extension.

On est amené à se demander si la tendance qu'ont les feuilles aériennes ou aquatiques munies d'un limbe à se disposer horizontalement est due à une différence originelle dans la structure de leurs faces, ou si au contraire cette différence de structure n'est pas la conséquence de leur orientation primitive. La deuxième hypothèse me semble la plus probable. Les feuilles, en effet, qui ont cette disposition au diahéliotropisme avec polarité sont généralement munies d'un pétiole assez long et flexible, tandis que celles qui ont un pétiole et une nervure médiane courts et robustes (*Alisma Plantago, Cochlearia*) restent de préférence en parhéliotropisme. On peut donc supposer que dans les premières le pétiole ne pouvant supporter le limbe, celui-ci s'est infléchi et, soutenu par l'apogéotropisme qui l'empêche de tomber, s'est maintenu dès le principe dans une position se rapprochant de l'horizontale, soit dans l'air, soit à la surface de l'eau. La face supérieure, se trouvant alors plus directement soumise à la radiation, et par conséquent plus nourrie, a développé davantage ses éléments, qui sont devenus palissadiques. Ceux-ci, conservant la propriété de s'accroître plus que les autres cellules de l'organe, tendent toujours, lorsqu'un déplacement se produit, à remettre le limbe par épinastie et par apogéotropisme dans la position normale, position qui varie du reste avec l'intensité de la lumière et en vertu de l'action directrice exercée par celle-ci. La tendance au diahéliotropisme serait donc une faculté acquise qui aurait donné naissance à un besoin physiologique. L'inégalité d'éclairage aurait occasionné dans les deux faces une différence de structure qui, transmise héréditairement, provoquerait à son tour, dans chacune d'elles, des exigences différentes de lumière.